



Steuerungsfaktoren globaler Biodiversifizierungsmuster am Beispiel frühmesozoischer Muscheln

Hautmann, Michael

Abstract: The dominance of bivalves in today's skeletonized benthic marine faunas reflects the acme of a long-term increase in the diversity and abundance of this class since its origination in the Early Cambrian. This great phylogenetic success has found three contrasting explanations, which are paradigmatic for an ongoing discussion on the controls of global biodiversification in general: It has been interpreted as a result (a) of a superior bauplan that enabled bivalves to outcompete inferior groups over geological time, (b) of the intrinsic diversification dynamic of bivalves as a substantial part of the „Modern evolutionary fauna“, or (c) of the end-Permian mass extinction event, which by chance affected bivalves less severely than most of their competitors. The present paper confronts these hypotheses with a taxonomically revised database of the generic diversity of marine bivalves in the critical time interval between the Late Permian and the Late Triassic. These data indicate that bivalves suffered less from the end-Permian mass extinction event than most other groups of organisms. This is particularly evident in comparison with brachiopods as the most important competitors of epifaunal bivalves: Whereas the Late Permian generic diversity of brachiopods was twice the diversity of epifaunal bivalves, the diversity ratio was opposite in the Early Triassic. This reversal was probably facilitated by the greater filterfeeding capacity of bivalves, which made them less vulnerable to the reduction of primary production in the wake of the extinction event. Additionally, epifaunal bivalves have a longer larval stage than brachiopods, which enabled quicker interregional re-dispersal after the extinction event and a corresponding lead in the occupation of vacant niches. The steady increase of competition since the ecological vacuum of the Early Triassic provides a unique frame for testing general concepts of global biodiversification, which differ chiefly in attributing either positive (expansion models) or negative (equilibrium models) effects of biotic interaction on diversification rates. The boundary-crossing standing diversity of bivalves shows an initial exponential increase, which persisted until the Anisian-Ladinian boundary. Since the Ladinian, the increase progressively slowed down, and diversity approached a plateau of approximately 100 genera. The resulting logistic shape of the diversification curve matches nearly perfectly the prediction of equilibrium models, which postulate damping of diversification when a global carrying capacity is approached, i.e. when the rate of origination equalled the rate of extinction as a consequence of ecospace filling. The theoretical concept of equilibrium models is also confirmed by the quick filling of vacant niches that is observed in several orders and suborders of the Bivalvia. The Late Triassic diversity plateau indicates that the re-diversification of bivalves was more or less completed at this time, but diversity suffered a temporary setback by the mass extinction event at the end of the Triassic. Bivalves with massive aragonitic shells were particularly affected by this event, which is in accordance with the general extinction pattern of marine animals, especially with the preferred extinction of reef-building organisms with aragonitic skeletons. This selectivity against taxa that secreted large amounts of skeletal aragonite was probably the consequence of a strongly reduced CaCO₃-saturation of seawater, which resulted from massive volcanogenic CO₂ and SO₂ release of the Central Atlantic Magmatic Province. Evolutionary responses to this non-actualistic chemical condition of sea water were size reduction (e.g., Megalodontoidea) and replacement of skeletal aragonite by calcite (e.g., Ostreidae, Gryphaeidae, Plicatulidae und Pectinidae).

Posted at the Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich
ZORA URL: <https://doi.org/10.5167/uzh-94775>
Journal Article
Published Version

Originally published at:

Hautmann, Michael (2007). Steuerungsfaktoren globaler Biodiversifizierungsmuster am Beispiel frühmesozoischer Muscheln. *Beringeria : Würzburger geowissenschaftliche Mitteilungen*, 37:61-74.

Steuerungsfaktoren globaler Biodiversifizierungsmuster am Beispiel frühmesozoischer Muscheln

MICHAEL HAUTMANN

HAUTMANN, M. 2007. Steuerungsfaktoren globaler Biodiversifizierungsmuster am Beispiel frühmesozoischer Muscheln. – *Beringeria* **37**: 61–74, 8 Abb.; Würzburg.

Zusammenfassung. Muscheln sind im Laufe ihrer langen Stammesgeschichte zu einer der arten- und individuenreichsten Tierklassen geworden. Die gegenwärtige Diskussion, ob dieser evolutiver Erfolg (a) auf überlegene Anpassungen zurückzuführen ist, (b) in der speziellen Diversifizierungsdynamik der Muscheln als Teil der „Modernen Evolutionären Fauna“ begründet liegt oder (c) durch zufällige Begünstigungen während des endpermischen Massenaussterbe-Ereignisses verursacht wurde, steht paradigmatisch für eine grundsätzliche Kontroverse über die Steuerungsfaktoren der globalen Biodiversifizierung. Vor diesem Hintergrund wurde die Diversitätsentwicklung mariner Muscheln während des kritischen Zeitintervalls an der Wende vom Paläozoikum zum Mesozoikum erstmals auf der Basis taxonomisch überarbeiteter Daten analysiert. Dabei hat sich gezeigt, dass Muscheln vom endpermischen Massenaussterbe-Ereignis tatsächlich geringer betroffen waren als die meisten anderen Organismengruppen. Besonders auffällig ist der Kontrast zu den Brachiopoden als den wichtigsten Konkurrenten epifaunaler Muscheln: Während Brachiopoden im Oberperm eine mehr als doppelt so hohe Gattungsdiversität wie epifaunale Muscheln aufwiesen, war das Diversitätsverhältnis in der Untertrias genau umgekehrt. Dieser Wechsel in der Dominanz wurde vermutlich durch zwei Faktoren begünstigt. Zum einen sind epifaunale Muscheln bei der Filtration von Nahrungspartikeln effizienter als Brachiopoden, wodurch sie die Zeit der reduzierten Primärproduktion an der Perm/Trias-Grenze besser überdauern konnten. Zum anderen besitzen epifaunale Muscheln ein längeres Larvalstadium als Brachiopoden, das eine schnellere überregionale Ausbreitung und Nischenbesetzung im Anschluss an die Krisenzeit ermöglichte.

Die stetige Zunahme von biologischen Interaktionen, die dem ökologischen Vakuum der Untertrias folgte, erlaubt den vergleichenden Test globaler Diversifizierungsmodelle. Der Hauptunterschied zwischen den wichtigsten Diversifizierungsmodellen besteht darin, dass zwischenartlichen Interaktionen entweder ein positiver (*Expansionsmodelle*) oder negativer (*Gleichgewichtsmodelle*) Einfluss auf Diversifizierungsraten zugeschrieben wird. Die Entwicklung der „boundary-crossing standing diversity“ von Muscheln zeigt im Anschluss an das endpermische Massenaussterbe-Ereignis zunächst eine exponentielle Zunahme, die bis zur Anis/Ladin-Grenze anhielt. Seit dem Ladin ging der Zuwachs kontinuierlich zurück mit der Folge, dass sich die Diversität asymptotisch einem Plateau von etwas mehr als 100 Gattungen näherte. Dieser sigmoidale Verlauf der Diversitätsentwicklung entspricht nahezu exakt den Vorhersagen von Gleichgewichtsmodellen, die eine Dämpfung der Diversifizierung mit Annäherung an eine globale Kapazitätsgrenze postulieren, an welcher sich Neubildungs- und Aussterberate die Waage halten. Mit den theoretischen Grundlagen von Gleichgewichtsmodellen steht auch die rasche Auffüllung vakanter Nischen in Einklang, die in einzelnen Ordnungen und Unterordnungen der Muscheln zu beobachten ist.

Das Diversitätsplateau der höheren Obertrias zeigt an, dass die Rediversifizierung der Muscheln zu diesem Zeitpunkt nahezu abgeschlossen war, aber das Massenaussterbe-Ereignis am Ende der Trias machte den vorangegangenen Diversitätszuwachs teilweise wieder zunichte. Von diesem Ereignis waren besonders Muscheln mit dicken aragonitischen Schalen betroffen, was sich mit dem Aussterbemuster anderer Tiergruppen deckt, insbesondere dem bevorzugten Aussterben von Rifforganismen mit massiven aragonitischen Skeletten. Diese Selektivität gegen Taxa, die zum Aufbau ihrer Skelette große Mengen Aragonit abschieden, lässt sich auf eine stark verringerte CaCO_3 -Sättigung des Meerwassers zurückführen, welche ihrerseits Folge extremer Kohlendioxid- und Schwefeldioxid-Emissionen aus der vulkanischen Aktivität der Zentralatlantischen Magmatischen Provinz war. Evolutive Reaktionen auf diese nichtaktualistischen Bedingungen bestanden in Größenreduktion (z.B. Megalodontoidea) sowie im Ersatz von Aragonit durch Kalzit (z.B. Ostreidae, Gryphaeidae, Plicatulidae und Pectinidae).

■ *Paläobiodiversität, Makroevolution, Gleichgewichtsmodelle, Expansionsmodelle, Massenaussterben, Bivalvia, Perm, Trias, Jura*

Abstract. The dominance of bivalves in today's skeletonized benthic marine faunas reflects the acme of a long-term increase in the diversity and abundance of this class since its origination in the Early Cambrian. This great phylogenetic success has found three contrasting explanations, which are paradigmatic for an ongoing discussion on the controls of global biodiversification in general: It has been interpreted as a result (a) of a superior bauplan that enabled bivalves to outcompete inferior groups over geological time, (b) of the intrinsic diversification dynamic of bivalves as a substantial part of the „Modern evolutionary fauna“, or (c) of the end-Permian mass extinction event, which by chance affected bivalves less severely than most of their competitors. The present paper confronts these hypotheses with a taxonomically revised database of the generic diversity of marine bivalves in the critical time interval between the Late Permian and the Late Triassic. These data indicate that bivalves suffered less from the end-Permian mass extinction event than most other groups of organisms. This is particularly evident in comparison with brachiopods as the most important competitors of epifaunal bivalves: Whereas the Late Permian generic diversity of brachiopods was twice the diversity of epifaunal bivalves, the diversity ratio was opposite in the Early Triassic. This reversal was probably facilitated by the greater filter-feeding capacity of bivalves, which made them less vulnerable to the reduction of primary production in the wake of the extinction event. Additionally, epifaunal bivalves have a longer larval stage than brachiopods, which enabled quicker interregional re-dispersal after the extinction event and a corresponding lead in the occupation of vacant niches.

The steady increase of competition since the ecological vacuum of the Early Triassic provides a unique frame for testing general concepts of global biodiversification, which differ chiefly in attributing either positive (*expansion models*) or negative (*equilibrium models*) effects of biotic interaction on diversification rates. The boundary-crossing standing diversity of bivalves shows an initial exponential increase, which persisted until the Anisian-Ladinian boundary. Since the Ladinian, the increase progressively slowed down, and diversity approached a plateau of approximately 100 genera. The resulting logistic shape of the diversification curve matches nearly perfectly the prediction of equilibrium models, which postulate damping of diversification when a global carrying capacity is approached, i.e. when the rate of origination equalled the rate of extinction as a consequence of ecospace filling. The theoretical concept of equilibrium models is also confirmed by the quick filling of vacant niches that is observed in several orders and suborders of the Bivalvia.

The Late Triassic diversity plateau indicates that the re-diversification of bivalves was more or less completed at this time, but diversity suffered a temporary setback by the mass extinction event at the end of the Triassic. Bivalves with massive aragonitic shells were particularly affected by this event, which is in accordance with the general extinction pattern of marine animals, especially with the preferred extinction of reef-building organisms with aragonitic skeletons. This selectivity against taxa that secreted large amounts of skeletal aragonite was probably the consequence of a strongly reduced CaCO_3 -saturation of seawater, which resulted from massive volcanogenic CO_2 and SO_2 release of the Central Atlantic Magmatic Province. Evolutionary responses to this non-actualistic chemical condition of sea water were size reduction (e.g., Megalodontoidea) and replacement of skeletal aragonite by calcite (e.g., Ostreidae, Gryphaeidae, Plicatulidae und Pectinidae).

■ *Palaeobiodiversity, macroevolution, equilibrium models, expansion models, mass extinction events, bivalves, Permian, Triassic, Jurassic*

Adresse des Verfassers: MICHAEL HAUTMANN, Department of Earth Sciences, University of Bristol, Wills Memorial Building, Bristol BS8 1RJ, UK; <Michael.Hautmann@bristol.ac.uk>.

Einleitung

Muscheln gehören seit dem Mesozoikum zu den arten- und individuenreichsten Tierklassen mariner Lebensräume. Traditionell wird dieser evolutive Erfolg der Muscheln der funktionellen Überlegenheit ihres Bauplans zugeschrieben und gilt im Zusammenhang mit dem postpaläozoischen Niedergang der Brachiopoden als klassisches Beispiel für die erfolgreiche Ausbreitung einer Organismengruppe auf Kosten schlechter angepasster

Konkurrenten („competitive replacement“, siehe Zusammenfassung in GOULD & CALLOWAY 1980). Seit den 1980er Jahren wird dagegen zunehmend eine zentrale Bedeutung des endpermischen Massenaussterbe-Ereignisses für den evolutiven Erfolg der Muscheln postuliert, das diese rein zufällig weniger betroffen habe als die mit ihnen konkurrierenden Gruppen. Muscheln hätten demnach ihre Konkurrenten nicht auf Grund einer funktionellen Überlegen-

heit verdrängt, sondern seien lediglich in die durch das Massenaussterbe-Ereignis ohnehin frei gewordenen Nischen vorgedrungen (z.B. GOULD & CALLOWAY 1980, GOULD 1985). Schließlich wurde die Stammesgeschichte der Muscheln als paradigmatisch für den Aufstieg der „Modernen Evolutionären Fauna“ (SEPKOSKI 1984) angesehen, der letztlich in deren intrinsischen Diversifizierungsdynamik, insbesondere deren spezifischen Neubildungs- und Aussterberate sowie Gleichgewichtsdiversität, begründet liege (SEPKOSKI 1996: 243). Nach diesem Modell hat das endpermische Massenaussterbe-Ereignis die Ablösung der „Paläozoischen Evolutionären Fauna“ durch die „Moderne Evolutionäre Fauna“ zwar beschleunigt, aber nicht grundsätzlich verursacht. Muscheln stehen damit wie kaum eine andere Tiergruppe

im Zentrum einer grundsätzlichen Debatte über die Steuerungsfaktoren der globalen Biodiversifizierung. Die widersprüchlichen Interpretationen ihres evolutiven Erfolges reflektieren dabei die Unzulänglichkeit der Datenbasis, auf der diese Diskussion geführt wird. Vor diesem Hintergrund besteht das Ziel der vorliegenden Arbeit darin, die unterschiedlichen Diversifizierungsmodelle erstmals auf Grundlage eines taxonomisch und stratigraphisch verlässlichen Datensatzes zu testen. Ein Schwerpunkt liegt dabei auf der Überprüfung des diversitätsabhängigen numerischen Modells von SEPKOSKI (1979, 1981, 1984), das die gegenwärtige Standardinterpretation der phanerozoischen Diversitätsentwicklung mariner Organismen darstellt, in letzter Zeit aber auch zunehmend kritisiert wird (z.B. BENTON 2001).

Daten

Für die vorliegende Arbeit wurde eine Datenmatrix erstellt, die die stratigraphische Verbreitung der im Zeitraum Oberperm (Guadalup) bis Obertrias (Rhät) vorkommenden marinen Muschelgattungen erfasst. Bei den im Rhät nachgewiesenen Gattungen wurde außerdem geprüft, ob sich das Vorkommen in den Jura fortsetzt. Grundlage für den Aufbau der Datenmatrix war das umfangreiche Studium von Originalliteratur, Untersuchungen an Museumsmaterial sowie Geländearbeiten in Schlüsselregionen des Tethysraumes (Alpen, Iran, Tibet) und der Germanischen Trias. Alle beschriebenen Gattungen wurden auf ihre Gültigkeit überprüft, wobei zahlreiche Synonyme und zweifelhafte Taxa entfernt wurden. Obwohl die Datenmatrix laufend durch weitere Literatúrauswertung ergänzt wird, zeigt sich beim erreichten Stand (Januar 2007) eine klare Stabilisierung der Trends, sodass eine sinnvolle Diskussion möglich ist. Interessant ist ein Vergleich mit dem Kompendium mariner Gattungen von SEPKOSKI (2002): Im Vergleich zu diesem wurden für den untersuchten Zeitabschnitt Oberperm bis Obertrias/Unterjura 51 Gattungen hinzugefügt, 47 zweifelhafte Gattungen und Synonyme entfernt, 18 Gattungen anderen Ordnungen zugewiesen sowie die Angaben zur stratigraphischen Verbreitung von 71 Gattungen verbessert.

Als großes Problem bei der Erstellung der Datenmatrix erwiesen sich die zum Teil ungenauen stratigraphischen Angaben in der ausgewerteten Literatur. Daher ließ sich

auch die im Prinzip wünschenswerte Neugliederung der Untertrias in zwei Stufen nicht berücksichtigen. Allerdings ist die Untertrias (das klassische „Skyth“) mit ca. 6 Millionen Jahren (GRADSTEIN & OGG 2004) immer noch kürzer als die meisten anderen Trias-Stufen, sodass eine weitere Stufengliederung der Untertrias die direkte Vergleichbarkeit erschwert hätte.

Weiterhin erwies es sich als problematisch, die Diversitätsentwicklung auf mögliche Änderungen in der Qualität der fossilen Überlieferung zu korrigieren, da es sich gezeigt hat, dass weder die Anzahl an Lazarus-Taxa noch die Anzahl mariner Formationen ein zuverlässiges Korrekturmaß darstellen. So ist das vermehrte Auftreten von Lazarus-Taxa nach Massenaussterbe-Ereignissen nach neueren Untersuchungen eher auf verminderte Populationsgrößen zurückzuführen als auf Änderungen in der Qualität des Fossilberichtes (WIGNALL & BENTON 1999). Tatsächlich weist im analysierten Datensatz nur die Untertrias eine stark erhöhte Anzahl an Lazarus-Taxa auf, wobei eine entsprechende Korrektur eine im Vergleich zu den übrigen Trias-Stufen unrealistisch hohe Diversität ergeben würde. Der Einfluss der Fundstellenzahl auf die Diversitätstrends wurde durch Entfernen einzelner Fundstellen aus der Datenmatrix getestet. Dabei hat sich gezeigt, dass selbst das Entfernen von Fundstellen mit besonders hoher Diversität keine wesentlichen Änderungen an den generellen Trends bewirkt. Daraus lässt sich schließen, dass der dokumentierte Fossilbericht der

Trias zumindest auf Gattungsniveau bereits eine gute Näherung der tatsächlichen Diversitätsentwicklung darstellt, welche durch Fluktuationen in der Zahl der Fundstellen nicht nennenswert beeinflusst wird. Hierzu trägt neben dem fortgeschrittenen Forschungsstand

sicherlich auch der im Vergleich zu anderen Perioden besonders niedrige Provinzialismus in der Trias bei (z.B. VALENTINE et al. 1978), wodurch bereits mit einer relativ geringen Zahl an Fundstellen ein großer Teil der weltweit vorhandenen Gattungen erfasst werden kann.

Ergebnisse

Anmerkungen zur Terminologie und Darstellung der Daten

Im Folgenden wird mit *Diversität* die Gesamtzahl der jeweils vorhandenen Taxa (in der Regel Gattungen und Untergattungen) bezeichnet, entweder angegeben als Gesamtzahl der innerhalb einer Stufe nachgewiesenen Taxa oder als „boundary-crossing standing diversity“, d.h. als Gesamtzahl der Taxa, die die jeweilige Stufengrenze überschreiten. Die *Neubildungsrate* wird als prozentualer Anteil neu erscheinender Gattungen an der Gesamtzahl der in der jeweiligen Stufe nachgewiesenen Gattungen angegeben, die *Aussterberate* entsprechend als prozentualer Anteil der Gattungen, die ihr letztes nachgewiesenes Vorkommen in der jeweiligen Stufe haben. *Lazarus-Taxa* sind bei allen Angaben zur Diversitätsentwicklung berücksichtigt. Die Analyse ökologischer Muster erfolgte dagegen ohne Lazarus-Taxa, da ihre ökologische Bedeutung aus naheliegenden Gründen nicht erfassbar ist.

Allgemeine Diversitätsentwicklung von Muscheln im Zeitraum Oberperm-Obertrias

Nach der taxonomischen Überarbeitung ergibt sich für die Diversitätsentwicklung der Muscheln folgendes Bild (Abb. 1): Die Zahl der Gattungen nahm bereits im Oberperm ab, wobei der Rückgang zwischen Guadalup und Loping sogar stärker war als der zwischen Loping und der Untertrias („Skyth“). Die Trias war von einem bis zum Nor anhaltenden Diversitätszuwachs gekennzeichnet, wobei ein leicht sigmoidaler Verlauf angedeutet ist. Das Maximum von 142 Gattungen im Nor fiel zum Rhät hin deutlich ab, was allerdings hauptsächlich auf die deutlich kürzere Zeitdauer dieser Stufe zurückzuführen sein dürfte (vgl. Verlauf der „boundary-crossing standing diversity“ in Abb. 8).

Betrachtet man neben der Entwicklung der Gesamtdiversität auch die Entwicklung der Diversifizierungs- und Aussterberaten (Abb. 2), so ergibt sich ein differen-

zierteres Bild. Tatsächlich war das prozentuale Aussterben an der Perm/Trias-Grenze mit 62 % deutlich ausgeprägter als an der Guadalup/Loping-Grenze (50 %), wurde aber im Gegensatz zu letzterem durch eine hohe Zahl neu erscheinender Gattungen in der Untertrias (50 % neue „skythische“ Gattungen) teilweise kompensiert. Dieses schnelle „recovery“ von Muscheln steht im Widerspruch zu einer verzögerten Erholungsphase nach dem endpermischen Massenaussterbe-Ereignis, die andere Gruppen aufweisen (z.B. HALLAM 1991).

Im Anis erreichte die Neubildungsrate ihr Maximum (59 %), während die Aussterberate deutlich zurückging (Abb. 2). Das Anis entspricht somit dem Maximum der Erholungsphase. Seit dem Anis ging der Anteil neuer Gattungen pro Stufe mehr oder weniger kontinuierlich zurück, überstieg aber noch bis zum Nor die Aussterberate, woraus ein anhaltender Diversitätszuwachs resultierte. Die seit dem Ladin stetig zunehmende Aussterberate kulminierte im Rhät, wobei jedoch das prozentuale Aussterben am Ende der Trias (34 %) deutlich geringer war als am Ende des Perm und sich nur undeutlich von den Aussterberaten der vorangegangenen Stufen abhob.

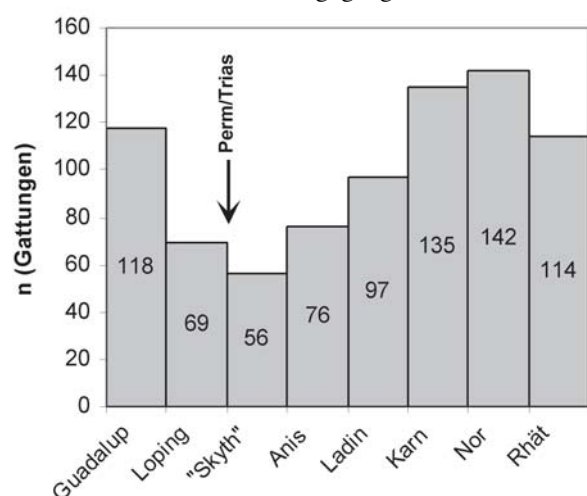


Abb. 1. Anzahl mariner Muschelgattungen im Zeitraum Oberperm bis Obertrias.

Text-fig. 1. Number of marine bivalve genera between the Late Permian and the Late Triassic.

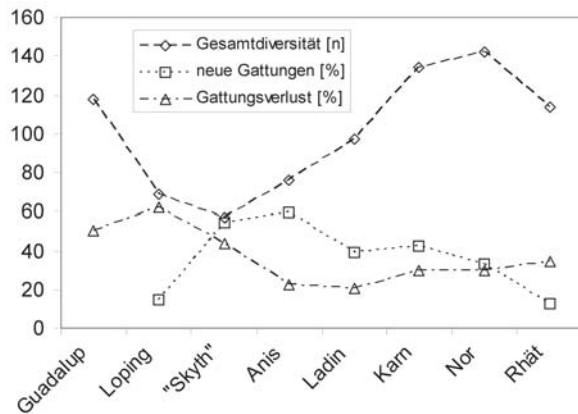


Abb. 2. Diversifizierungs- und Aussterberaten von Muscheln im Zeitraum Oberperm bis Obertrias sowie die daraus resultierende Diversitätsentwicklung. Die Prozentangaben bezeichnen den Anteil neuer Gattungen (Quadrat) bzw. den Anteil der bis zum Ende der jeweiligen Stufe ausgestorbenen Gattungen (Dreiecke) an der Gesamtzahl der in der jeweiligen Stufe nachgewiesenen Gattungen (Rauten).

Text-fig. 2. Diversification- (squares) and extinction rates (triangles) of bivalves between the Late Permian and the Late Triassic and resulting overall generic diversity (rhombuses). Percent values indicate the portion of new genera and genera that became extinct during each stage, respectively.

Das endpermische Massenaussterbe-Ereignis

Die Wende vom Paläozoikum zum Mesozoikum wird durch das größte Massenaussterbe-Ereignis der Erdgeschichte markiert. Wie bereits dargelegt, ging dem Hauptaussterbe-Ereignis an der Perm/Trias-Grenze bereits ein deutlicher Diversitätsrückgang zwischen Guadalup und Loping voraus, der aus einer Kombination von hoher Aussterberate (50 %) und extrem geringer Neubildungsrate (nur 14,5 % neue Gattungen im Loping) resultierte. Die Frage, ob dieser Diversitätsrückgang tatsächlich an der Stufengrenze konzentriert war, d.h. ein weiteres Massenaussterbe-Ereignis an der Guadalup/Loping-Grenze anzeigt, oder ob die Diversität im Laufe des Oberperm insgesamt graduell zurückging, lässt sich aus den vorliegenden Daten nicht entscheiden. Vertreter eines zweiphasigen Massenaussterbens haben das potentielle Ereignis an der Guadalup/Loping-Grenze sowohl mit einer weltweiten Regression als auch mit einer großräumigen vulkanischen Aktivität in Ostasien (Emeishan-Vulkanismus) in Verbindung gebracht (z.B. RACKI & WIGNALL 2005). Die Ursache für die niedrige Neubildungsrate im Loping könnte zumindest teilweise auf die Kombination der Pangaea-Situation mit einem unge-

wöhnlich niedrigen Meeresspiegelstand zurückzuführen sein, wodurch einerseits die Bildung biogeographisch isolierter Bereiche erschwert und andererseits die globale Schelffläche minimiert wurde.

Das Massenaussterben an der Perm/Trias-Grenze betraf Muscheln auf Gattungsniveau zwar relativ stark (62,3 % ausgestorbene Gattungen), aber dennoch geringer als viele andere Gruppen (Durchschnittswert der Aussterberate aller marinen Gattungen: 68,6 %, BAMBACH et al. 2004: Tab. 2). Im Aussterbemuster der Muscheln zeigt sich nur eine geringe Selektivität, die keinem ökologischen Muster zu folgen scheint. So waren sowohl die epifaunalen Pectinina als auch die infaunalen Veneroida überdurchschnittlich stark betroffen, während die epifaunalen Pteriina nur durchschnittliche und die infaunalen Trigonioidea unterdurchschnittliche Aussterberaten aufwiesen. Dagegen bestand in der Faunenzusammensetzung der Untertrias, die sich etwa zur Hälfte aus neu entstandenen Gattungen zusammensetzt, eine klare ökologische Dominanz (Abb. 3): 76 % aller „skythischen“ Gattungen waren sessile Filtrierer mit filibranchiaten Kiemen, 12 % mäßig mobile Filtrierer mit filibranchiaten Kiemen und 10 % Substratfresser mit protobranchiaten Kiemen. Der einzige Vertreter mit eulamellibranchiaten Kiemen war ein vermutlich chemosymbiotisch lebender Lucinide (HAUTMANN & NÜTZEL 2005). „Normale“ Filtrierer mit eulamellibranchiaten Kiemen (die meisten Heterodonta und Anomalodesmata) fehlen dagegen im Fossilbericht der Untertrias, sind allerdings durch 7 Lazarus-Taxa vertreten.

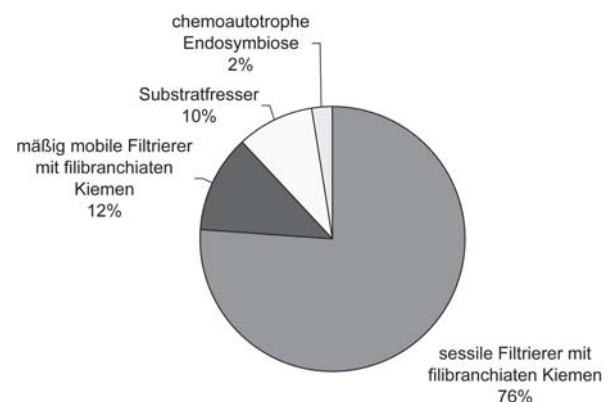


Abb. 3. Ökologie untertriassischer Muschelgattungen (ohne Lazarus-Taxa).

Text-fig. 3. Ecology of Early Triassic bivalve genera (without Lazarus taxa).

Untersuchungen an rezenten Muscheln haben gezeigt, dass pteriomorphe Muscheln mit filibranchiaten Kiemen eine höhere Filtereffizienz besitzen als heterodonte Muscheln mit eulamellibranchiaten Kiemen (RHODES & THOMPSON 1993). Gleichzeitig besitzen letztere in der Regel eine höhere Mobilität und dadurch einen höheren Energieumsatz. Die starke Zurückdrängung von filtrierenden Muscheln mit eulamellibranchiaten Kiemen in der Untertrias ist daher gut mit Szenarien einer lang anhaltenden Krise der Primärproduktion (z.B. TWITCHETT 2001) vereinbar, die Arten mit hohem Energieumsatz und niedriger Filtereffizienz benachteiligte (HAUTMANN & NÜTZEL 2005).

Neben dem Vorherrschen von bestimmten Ernährungs- und Lebensweisen ist die Muschelfauna der Untertrias durch eine ungewöhnlich hohe Anzahl von Lazarus-Taxa geprägt: Von 56 „skythischen“ Gattungen sind 13 (23 %) nur als Lazarus-Taxa bekannt. Dagegen weisen alle übrigen untersuchten Stufen weniger als zwei Lazarus-Taxa auf. Das erhöhte Auftreten von Lazarus-Taxa nach Massenaussterbe-Ereignissen scheint ein generelles Phänomen zu sein, das verschiedene Interpretationen erfahren hat (siehe Zusammenfassung in HAUTMANN & NÜTZEL 2005: 1137). Im Fall des endpermischen Massenaussterbe-Ereignisses unterstützt das oben besprochene ökologische Muster der Muscheln ein von WIGNALL & BENTON (1999) vorgeschlagenes und von TWITCHETT (2001) modifiziertes Modell. Demnach werde die Wahrscheinlichkeit der Fossilüberlieferung im Anschluss an Massenaussterbe-Ereignisse durch stark reduzierte Populationsgrößen verringert, die sich als Folge des Zusammenbruchs der Primärproduktion ergäben. Dieser Effekt wird durch verbreiteten Zwergwuchs verstärkt, der ebenfalls Folge der reduzierten Primärproduktion ist und das Auffinden betroffener Taxa im Gelände erschwert, wie am Beispiel einer lokal häufigen, aber extrem kleinwüchsigen Muschelart demonstriert werden konnte (HAUTMANN & NÜTZEL 2005).

Ein weiteres Phänomen, das oft mit Massenaussterbe-Ereignissen verbunden ist, betrifft Taxa, die zwar das eigentliche Aussterbe-Ereignis überlebt haben, aber anschließend nicht rediversifizierten, sondern „verspätet“ ausstarben („dead clade walk“, JABLONSKI 2002). Zwar gibt es eine Reihe von Muscheltaxa paläozoischen Ursprungs, die erst im Laufe der Trias ausstarben (z.B.

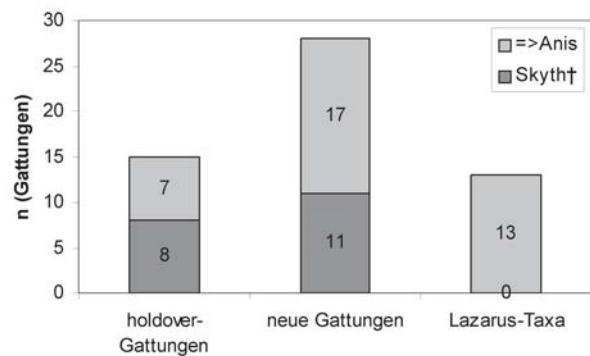


Abb. 4. Anzahl der ins Anis überlebenden untertriassischen („skythischen“) Muschelgattungen, aufgeteilt in „holdover“-Gattungen (links), neu erschienene Gattungen (Mitte) und Lazarus-Taxa (rechts).

Text-fig. 4. Number of Early Triassic bivalve genera that survived into the Anisian, shown separately for holdover-genera (left), newly arisen genera (middle) and Lazarus taxa (right).

verschiedene Gruppen der Modiomorphoidea und Ambonychioidea, HAUTMANN 2007), aber statistisch war das Aussterbe-Risiko dieser Gruppen nicht höher als das anderer. Zwar überlebte von permischen „holdover“-Gattungen weniger als die Hälfte (7 von 15) ins Anis, während 60 % (17 von 28) der neuen untertriassischen Gattungen ins Anis überdauerten (Abb. 4). In der Gesamtanalyse sind jedoch die 13 Lazarus-Taxa mit zu berücksichtigen, sodass insgesamt 20 von 28 Gattungen permischen Ursprungs oder 71 % bis ins Anis reichten, also sogar ein höherer Anteil als bei den neuen „skythischen“ Gattungen.

Interessant ist ein Vergleich des Aussterbemusters der Muscheln mit dem der Brachiopoden, die die wichtigsten Konkurrenten der meisten epifaunalen Muscheln darstellten. Brachiopoden waren mit einem Gattungsverlust von insgesamt 95 % eine der am stärksten vom endpermischen Massenaussterbe-Ereignis betroffenen Gruppen (HALLAM & WIGNALL 1997). Neuere Untersuchungen zeigen, dass das Aussterben der Brachiopoden in mehreren Schritten erfolgte und erst ca. 0,7 Millionen Jahre nach dem Hauptaussterbe-Ereignis abgeschlossen war (CHEN et al. 2005a, b). Im Anschluss lag die Diversität der Brachiopoden in der Untertrias mit 21 Gattungen (CHEN et al. 2005b) deutlich unter der der Muscheln mit 56 Gattungen. Dem stehen genau die umgekehrten Verhältnisse im Oberperm gegenüber: Im oberen Loping sind weltweit noch 143 Brachiopoden-Gattungen nachgewiesen (CHEN et al. 2005b: Fig. 5), während aus dem

gesamten Loping nur 69 Muschelgattungen bekannt sind (Abb. 1). Die Frage nach den Gründen der wesentlich größeren Aussterberate bei den Brachiopoden kann zwar nicht abschließend beantwortet werden, aber vor dem Hintergrund einer lang anhaltenden Krise der Primärproduktion (s.o.) lässt sich vermuten, dass die geringeren Filtrieraten der Brachiopoden im Vergleich zu sessilen Muscheln mit filibranchiaten Kiemen eine wichtige Rolle gespielt haben könnte (siehe Daten zu Filtrieraten in RHODES & THOMPSON 1993). Allerdings ist zu bedenken, dass zumindest rezente Muscheln auch höhere Stoffwechselraten als Brachiopoden aufweisen (z.B. RHODES & THAYER 1991), was den Vorteil der höheren Filtereffizienz teilweise aufhebt. Dennoch dominierten sessile Muscheln mit filibranchiaten Kiemen nicht nur innerhalb des ökologischen Spektrums der Muscheln (Abb. 3), sondern generell in benthischen Faunengemeinschaften der Untertrias (HALLAM & WIGNALL 1997, eigene Beobachtungen). Neben der Filtereffizienz könnten filtrierende Muscheln auch durch ihre deutlich längere Larvalphase (z.B. STEELE-PETROVIÆ 1979) begünstigt gewesen sein, die eine raschere geographische Ausbreitung der überlebenden Taxa ermöglichte. Tatsächlich war die Muschelfauna der Untertrias extrem kosmopolitisch (HALLAM & WIGNALL 1997, eigene Daten), während untertriassische Brachiopoden einen starken Provinzialismus zeigten (CHEN et al. 2005b). In Kombination mit dem Vorteil einer effektiveren Nahrungsfiltration könnten Muscheln somit während der Krisenzeit einen entscheidenden Vorsprung in der Besetzung freier Nischen gewonnen haben, wodurch den Brachiopoden eine erfolgreiche Rediversifizierung verwehrt wurde. Trifft dieses Modell zu, so hätte das endpermische Massenaussterbe-Ereignis in der Tat einen entscheidenden Einfluss auf den Verlauf der Evolution beider Gruppen genommen.

Das endtriassische Massenaussterbe-Ereignis

Nach einem Minimum im Anis und Ladin stieg die Aussterberate bei den Muscheln bis zum Ende der Trias nahezu kontinuierlich an, ohne dass sich weitere Massenaussterbe-Ereignisse abzeichnen würden (Abb. 2). Die Aussterberate am Ende der Trias war mit 34 % relativ moderat und lag deutlich unter dem Durchschnittswert von 46,8 %, der für alle marinen Gattungen angegeben wird (BAMBACH et al. 2004). Dennoch starben einige in

der Trias dominierende Familien vollständig (z.B. Myophoriidae) oder fast vollständig (z.B. Megalodontidae und Dicerocardiidae) aus. Auffälliger als in der Entwicklung der Aussterberaten tritt das endtriassische Massenaussterbe-Ereignis durch einen deutlichen Rückgang der „boundary-crossing standing diversity“ in Erscheinung, die von ihrem Maximalwert von 101 Gattungen an der Nor/Rhät-Grenze auf 76 Gattungen an der Trias/Jura-Grenze zurückfiel (Abb. 8).

Ein Hauptproblem in der Analyse des endtriassischen Massenaussterbe-Ereignisses ist das Fehlen lückenloser Trias/Jura-Übergangsprofile mit durchgehender Fossilführung, was vor allem in einer weltweit zu beobachtenden Aussetzung der Karbonatsedimentation begründet liegt (HAUTMANN 2004a). Diese fiel zeitlich mit einem Maximum an atmosphärischem Kohlendioxid zusammen, das Folge der vulkanischen Aktivität der zentralatlantischen magmatischen Provinz sowie einer daran gekoppelten Dissoziierung von Methanhydraten war (PÁLFY 2003). Schätzungen auf Grundlage geochemischer (YAPP & POTHS 1996) und paläobotanischer (McELWAIN et al. 1999) Methoden ergaben Paläo-Kohlendioxidkonzentrationen, die eine kurzzeitige Untersättigung des Meerwassers mit Kalziumkarbonat bewirkt haben müssen (HAUTMANN 2004a). Damit könnte Kohlendioxid neben seiner Eigenschaft als Treibhausgas auch über seinen Einfluss auf die Karbonatsättigung der Ozeane zu dem endtriassischen Massenaussterben beigetragen haben. In diesem Falle sollten Taxa mit massiven Skeletten aus Aragonit oder Hochmagnesiumkalzit bevorzugt ausgestorben sein, da die Mineralisierung solcher Skelette bei abnehmender Karbonatsättigung deutlich erschwert ist (z.B. RAVEN 2005). Entsprechend stellen der Ersatz von Aragonit durch Kalzit sowie eine Reduktion der Schalengröße mögliche evolutionäre Antworten auf eine Karbonatuntersättigung des Meerwassers dar. Obwohl am endtriassischen Massenaussterbe-Ereignis sicherlich eine Vielzahl von weiteren Faktoren beteiligt war, spiegeln sich die postulierten Folgen einer Karbonatuntersättigung im Aussterbemuster deutlich wider (HAUTMANN 2004a). Am auffälligsten ist der plötzliche Niedergang der triassischen Riffgemeinschaften, die fast ausschließlich von Taxa mit aragonitischen und hochmagnesiumkalzitischen Skeletten gebildet wurden (STANLEY & HARDIE 1998). Bei dickschaligen Muscheln mit bimineralischer Schale ist ein

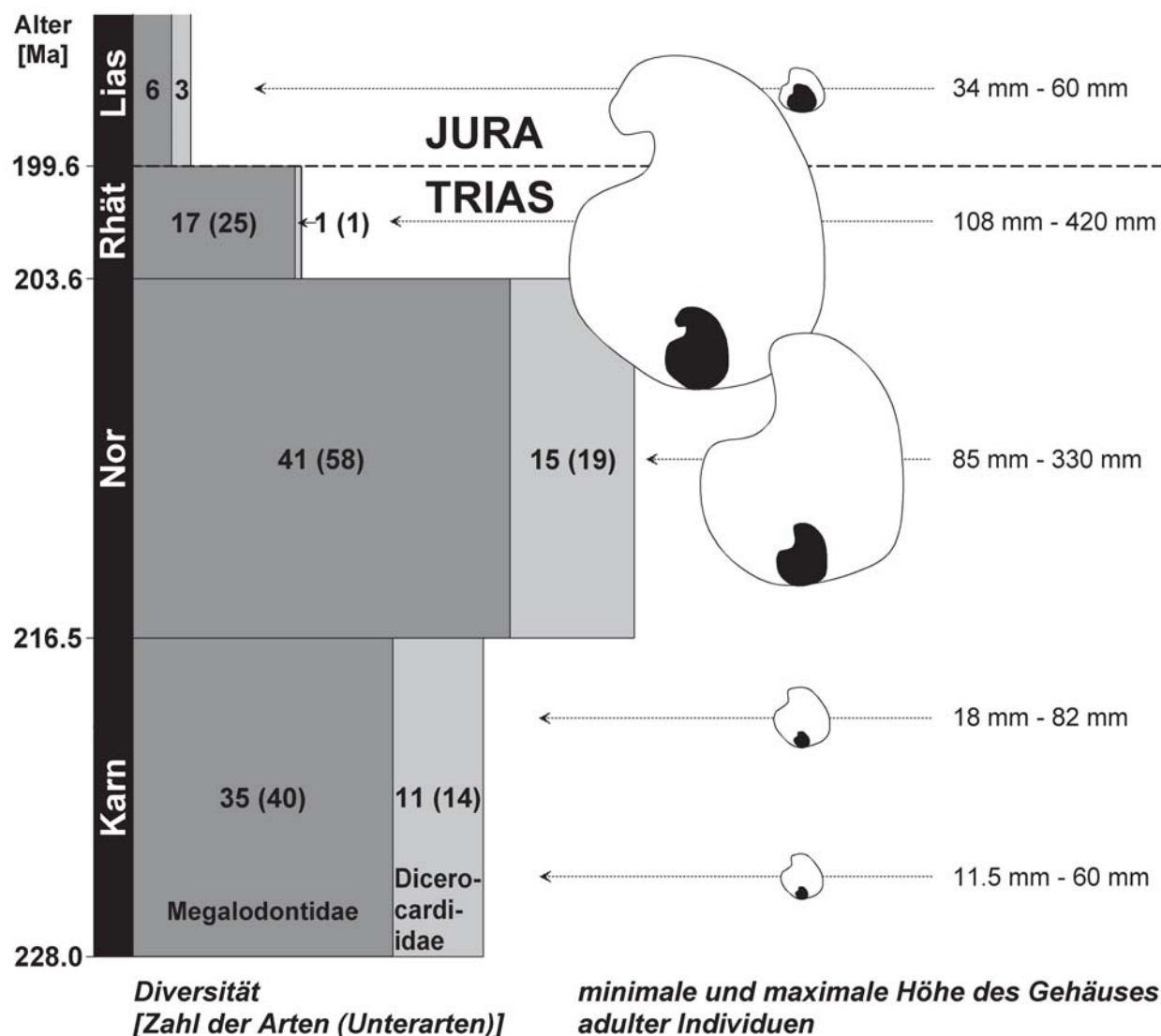


Abb. 5. Trends in Diversität (Anzahl der Arten und Unterarten) und Gehäusegröße (minimale und maximale Höhe der Klappen bei adulten Individuen) der Megalodontoidea zwischen Karn und Lias. Man beachte, dass zu Beginn des Jura sowohl die Diversität als auch die Gehäusegröße stark zurückging. Numerische Altersangaben nach GRADSTEIN & OGG (2004). Verändert nach HAUTMANN (2006).

Text-fig. 5. Trends in diversity (number of genera and subgenera) and shell size (minimum and maximum height of adult shell) in the Megalodontoidea between the Carnian and the Liassic. Note that both diversity and shell size significantly decreased at the beginning of the Jurassic. Numerical ages are taken from GRADSTEIN & OGG (2004). Modified from HAUTMANN (2006).

deutlicher Trend zur Erhöhung des Kalzitanteils auf Kosten des Aragonitanteils zu beobachten (HAUTMANN 2004a, 2006). Gruppen, die eine solche Anpassung zeigten (z.B. Ostreidae, Gryphaeidae, Plicatulidae und Pectinidae), überlebten das endtriassische Massenaussterben weitgehend unbeschadet und gehörten zu den erfolgreichsten Muschelfamilien des späteren Mesozoikums (HAUTMANN 2006). Die in der Obertrias extrem dick-

schaligen Megalodontoiden behielten dagegen ihre aragonitische Schalenmineralogie (zunächst) bei, was zu ihrem extremen Diversitätsrückgang an der Trias/Jura-Grenze beigetragen haben dürfte (Abb. 5). Die gleichzeitige Reduktion der Gehäusegröße (Abb. 5) hat zwar möglicherweise geholfen, ein vollständiges Aussterben zu verhindern, war aber im Vergleich zu schalenmineralogischen Anpassungen die deutlich weniger erfolgreiche Strategie.

Die triassische Radiation der Muscheln im Kontext globaler Biodiversifizierungsmodelle

Die inzwischen klassischen Arbeiten von SEPKOSKI (1978, 1979, 1981, 1984) begründeten die quantitative Analyse des phanerozoischen Fossilberichtes mit dem Ziel, die wesentlichen Steuerungsfaktoren der globalen Biodiversifizierung zu erkennen und Vorhersagen über die zukünftige Entwicklung der Biosphäre zu treffen. Obwohl sich im Folgenden zahlreiche weitere Studien auf die Datenbasis von SEPKOSKI berufen haben, wurde bis heute kein Konsensus über deren Interpretation erreicht. Tatsächlich lassen sich die von SEPKOSKI (1984, 1997) kompilierten Diversitätskurven aller marinen Familien bzw. Gattungen unterschiedlich interpretieren: SEPKOSKI (1984) selbst beschrieb sie als Abfolge dreier „Evolutionärer Faunen“ mit sukzessiv höheren Gleichgewichtsdiversitäten (*Gleichgewichtsmodell*), während BENTON (2001) und LANE & BENTON (2003) sie als Beleg für eine seit dem Kambrium anhaltenden Expansion der Biosphäre (*Expansionsmodell*) ansahen. Hinter diesen beiden Interpretationen stehen u.a. unterschiedliche Auffassungen über die Bedeutung von zwischenartlicher Konkurrenz für die Biodiversifizierung im globalen Maßstab und damit eine der grundsätzlichen Fragen der Evolutionsforschung überhaupt (siehe z.B. BENTON 1996 *versus* SEPKOSKI 1996). In SEPKOSKI's Gleichgewichtsmodell, das sich aus den theoretischen Konzepten der Populationsdynamik und Inselbiogeographie ableitet, spielt zwischenartliche Konkurrenz die entscheidende Rolle, indem diese globale (wenn auch zu unterschiedlichen Zeiten unterschiedlich hohe) Kapazitätsgrenzen setzt. Vertreter expansionistischer Modelle betonen dagegen, dass die im kleinmaßstäblichen Rahmen der Populationsdynamik und Inselbiogeographie wirksamen Prozesse nicht auf den globalen Maßstab übertragbar sind (z.B. BENTON 2001), und postulieren statt dessen einen positiven Effekt zwischenartlicher Interaktionen auf die Diversitätsentwicklung (z.B. KIRCHNER & WEIL 2000).

Die unterschiedlichen Interpretationsmöglichkeiten von SEPKOSKI's Datenbasis dürften neben taxonomischen Ungenauigkeiten vor allem darin begründet liegen, dass eine Gesamtkurve zwangsläufig eine größere Unschärfe besitzt als die ihr zu Grunde liegenden Einzelmuster und daher *a priori* einen größeren Interpretationsspielraum

lässt. Vor diesem Hintergrund bestand ein wesentliches Ziel der vorliegenden Studie darin, globale Biodiversifizierungsmodelle am Beispiel einer einzelnen, gut dokumentierten und mit einheitlichem taxonomischen Konzept überarbeiteten Gruppe zu überprüfen. Für diesen Ansatz sind triassische Muscheln aus mehreren Gründen besonders gut geeignet: (1) Das endpermische Massenaussterbe-Ereignis hat die globalen Diversitäten aller Organismengruppen auf einen post-kambrischen Tiefststand zurückgesetzt (SEPKOSKI 1997: Abb. 1) mit der Folge, dass zu Beginn der Trias zahlreiche Nischen unbesetzt waren. Diese erdgeschichtlich einmalige Situation erlaubt es, den Ablauf einer von konkurrierenden Gruppen unbeeinflussten Diversitätsentwicklung im globalen Maßstab zu beobachten und die Änderungen zu analysieren, die mit zunehmender Nischenfüllung eintraten (positive *versus* negative Rückkoppelungseffekte, vgl. ERWIN 2000). (2) Triassische Muscheln besitzen eine hervorragende fossile Überlieferung, repräsentieren unterschiedliche ökologische Gruppen und fanden durch das stärkere Aussterben konkurrierender Gruppen besonders viele freie Nischen vor. (3) Bis zum Ende der Trias herrschte eine stabile Pangaea-Situation mit niedrigem Provinzialismus (z.B. VALENTINE et al. 1978), sodass die globale Diversitätsentwicklung nicht durch eine wechselnde Anzahl biogeographischer Provinzen beeinflusst wurde.

Um die Rolle von Konkurrenz und Nischenfüllung auf den Diversifizierungsprozess zu analysieren, wurden zunächst Aussterbe- und Diversifizierungsraten innerhalb einzelner, ökologisch relativ homogener Ordnungen und Unterordnungen berechnet. Dabei hat sich gezeigt, dass die Diversifizierungsrate, ausgedrückt als der Anteil neuer Gattungen pro Stufe, zum größten Teil von der Aussterberate in der vorangegangenen Stufe bestimmt wird. Im Resultat folgen die Diversifizierungsraten weitgehend den Trends der Aussterberaten mit einer Stufe Verzögerung. Besonders ausgeprägt ist dieser Zusammenhang bei den Veneroida (Abb. 6) sowie bei den Pectinina zwischen Guadalup und Ladin (Abb. 7).

Dieser enge Bezug zwischen Gattungsneubildung und vorangegangenem Gattungsverlust ist gut mit dem theoretischen Konzept von Gleichgewichtsmodellen vereinbar, in denen die Nischenverfügbarkeit den Verlauf der Diversifizierung steuert. Erstaunlich ist dabei die hohe Ge-

schwindigkeit in der Neubesetzung vakanter Nischen, die im Wesentlichen innerhalb der jeweils folgenden Stufe stattfindet (was der Auflösungsgenauigkeit der Datengrundlage entspricht, also *de facto* auch in noch kürzerer Zeit hätte erfolgt sein können). Wie schnell freie Nischen neu besetzt werden können, zeigt sich bei den Pectinina im Skyth und Anis. Sechs aus dem Perm überlebenden Gattungen stehen zehn im Skyth neu erscheinende Gattungen gegenüber, was einem rechnerischen Zuwachs von 166 % innerhalb einer Stufe entspricht. Noch ausgeprägter ist der Zuwachs im Anis, wo nur vier überlebende Gattungen den (numerischen) Grundstock für 13 neue Gattungen bilden, was mehr als eine Verdreifachung innerhalb einer Stufe bedeutet. Diese Zahlen belegen eindrucksvoll, wie stark die intrinsischen Diversifizierungsraten unter „Normalbedingungen“ gedämpft werden. Im Kontext makroevolutiver Modelle ist diese schnelle Diversifizierung gut mit den Vorhersagen punktualistischer Konzepte vereinbar (z.B. GOULD & ELDREGE 1977, STANLEY 1975, 1979).

Neben dem durch Aussterben erklärten Anteil weisen die Diversifikationskurven erwartungsgemäß weitere, individuelle Trends auf, die im biologischen Kontext der jeweiligen Gruppe geklärt werden müssen. Bei den infaunalen Veneroida überstieg seit dem Anis die Neubildungsrate geringfügig die vorangegangene Aussterberate, was zu einem stetigen Diversitätszuwachs führte (Abb. 6). Dieser Diversitätsanstieg entspricht einem generellen Trend zur Infaunalisierung, der einen wichtigen Aspekt der „Mesozoischen Marinen Revolution“ darstellt und als Reaktion auf die Zunahme durophager Räuber interpretiert wird (VERMEIJ 1977). Bei den epifaunalen Pectinina kam es im Nor zu einem starken Anstieg der Neubildungsrate, der nicht aus einem vorangegangenen Gattungsverlust resultiert (Abb. 7). Hier spiegelt sich das Erscheinen neuer Gattungen mit zementierender und schwimmfähiger Lebensweise wider. Ähnlich wie der Trend zur Infaunalisierung dürfte auch die Evolution dieser neuen Lebensweisen durch zunehmenden Predationsdruck stimuliert gewesen sein: Während zementierende Anheftung einen passiven Schutz vor Räuberattacken bietet, da sie die Manipulation des Tieres erschwert, ermöglicht Schwimmen die aktive Flucht vor Fressfeinden (siehe ausführliche Erläuterungen in HAUTMANN 2004b, HAUTMANN & GOLEJ 2004).

Der enge Zusammenhang von Aussterbe- und Neubildungsrate in den eben diskutierten Beispielen spricht für einen dominanten Einfluss von zwischenartlicher Konkurrenz auf globale Diversifizierungsmuster. In der Entwicklung der Gesamtdiversität sollte sich dieser Einfluss in einem sigmoidalen Kurvenverlauf widerspiegeln, der sich aus einer exponentiellen Steigerung zu Beginn und zunehmender Dämpfung mit Annäherung an eine globale Kapazitätsgrenze ergibt. Diese Vorhersage klassischer Gleichgewichtsmodelle (z.B. SEPKOSKI 1978) lässt sich an Hand der erarbeiteten Daten gegen die Erwartung von Expansionsmodellen (exponentielle Diversitätszunahme, z.B. BENTON 2001) oder neutralen Biodiversifizierungsmodellen (kein gerichteter Verlauf, z.B. HOFFMAN 1986) testen. Dazu ist die Gesamtdiversität pro Stufe allerdings nur bedingt geeignet, da die einzelnen Stufen unterschiedliche Längen besitzen und die einzelnen Gattungen auch innerhalb der Stufen in der Regel unterschiedliche stratigraphische Reichweiten aufweisen. Benötigt wird dagegen die zu bestimmten Zeitpunkten tatsächlich bestehende Diversität, die sich aus praktischen Gründen nur für Stufengrenzen angeben lässt (z.B. BAMBACH et al. 2004: 525). Diese „boundary-crossing

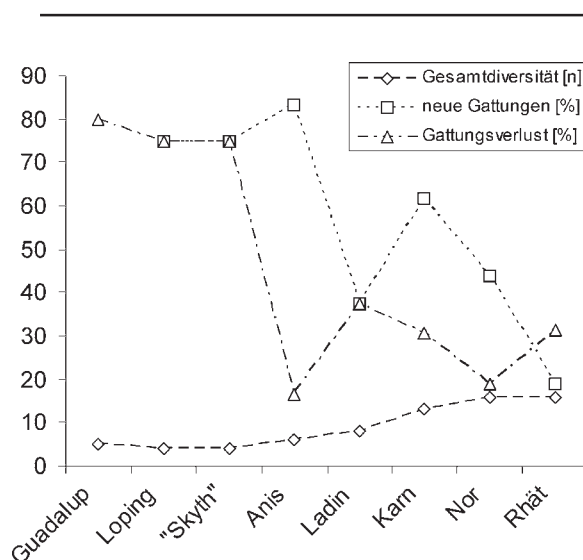


Abb. 6. Diversifizierungs- (Quadrate) und Aussterberaten (Dreiecke) der Veneroida im Zeitraum Oberperm bis Obertrias sowie die daraus resultierende Diversitätsentwicklung (Rauten).

Text-fig. 6. Diversification- (squares) and extinction rates (triangles) of the Veneroida between the Late Permian and the Late Triassic, and resulting overall generic diversity (rhombuses).

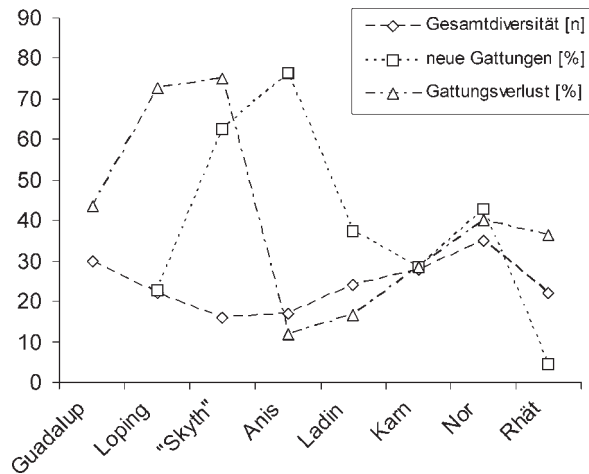


Abb. 7. Diversifizierungs- (Quadrat) und Aussterberaten (Dreiecke) der Pectinina im Zeitraum Oberperm bis Obertrias sowie die daraus resultierende Diversitätsentwicklung (Rauten).

Text-fig. 7. Diversification- (squares) and extinction rates (triangles) of the Pectinina between the Late Permian and the Late Triassic, and resulting overall generic diversity (rhombuses).

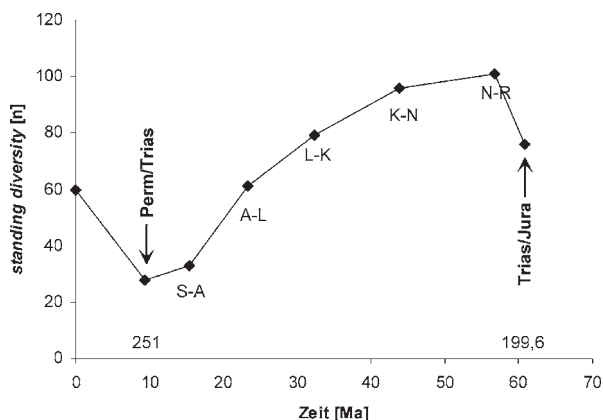


Abb. 8. „Boundary-crossing standing diversity“ (Anzahl der Gattungen, die Stufengrenzen überschreiten) zwischen der Perm/Trias- und der Trias/Jura-Grenze. S-A = Skyth-Anis, A-L = Anis-Ladin, L-K = Ladin-Karn, K-N = Karn-Nor und N-R = Nor-Rhät. Die Zeitskala (x-Achse, Ma = Millionen Jahre) beginnt an der Guadalup/Loping-Grenze; oberhalb der Achse sind die numerischen Alter der Perm/Trias- und Trias/Jura-Grenze nach GRADSTEIN & OGG (2004) angegeben.

Text-fig. 8. Boundary-crossing standing diversity of bivalve genera between the Permian-Triassic and the Triassic-Jurassic boundary. S-A = Scythian-Anisian, A-L = Anisian-Ladinian, L-K = Ladinian-Carnian, K-N = Carnian-Norian and N-R = Norian-Rhaetian. The time scale (x-axis, Ma = million years) starts at the Guadalupian-Lopingian boundary, numerical ages of the Permian-Triassic and Triassic-Jurassic boundaries have been taken from GRADSTEIN & OGG (2004).

standing diversity“ besitzt gleichzeitig den Vorteil, dass die jeweiligen Werte zeitlich genau bestimmt sind und „singletons“ (Taxa, die nur in einer Stufe nachgewiesen sind, siehe FOOTE & RAUP 1996) eliminiert werden.

Die zeitliche Entwicklung der „boundary-crossing standing diversity“ triassischer Muscheln ist in Abb. 8 dargestellt. Nach dem endpermischen Massenaussterbe-Ereignis zeigt sich zunächst eine exponentielle Diversitätszunahme mit maximaler Steigung im Anis, was dem bereits oben festgestellten Maximum der Erholungsphase in dieser Stufe entspricht. Seit dem Ladin ging die Diversitätszunahme jedoch kontinuierlich zurück mit der Folge, dass sich die Zahl der Gattungen asymptotisch einem Plateau näherte, das jedoch wegen des endtriassischen Massenaussterbe-Ereignisses nicht ganz erreicht wurde.

Damit verlief die Entwicklung der „boundary-crossing standing diversity“ insgesamt deutlich sigmoidal („logistic“ in der englischsprachigen Literatur) und kann näherungsweise mit einer Formel des Typs

$$D(t) = \frac{D_0 D_{eq}}{D_0 + (D_{eq} - D_0) \times \exp(-r_0 t)}$$

[mit $D(t)$ = Diversität zum Zeitpunkt t , D_0 = Ausgangsdiversität, D_{eq} = Gleichgewichtsdiversität, r_0 = initiale Diversifizierungsrate] beschrieben werden (SEPKOSKI 1978).

In Bezug auf globale Biodiversifizierungsmodelle entspricht dieser Verlauf nahezu exakt den Vorhersagen von Gleichgewichtsmodellen, die bei Abwesenheit von Konkurrenz eine exponentielle Diversitätszunahme postulieren, welche jedoch mit zunehmender Nischenfüllung gedämpft wird, bis sich die Diversitätsentwicklung schließlich asymptotisch einer globalen Kapazitätsgrenze bzw. Gleichgewichtsdiversität (D_{eq} in obiger Formel) annähert. Interpretiert man Abb. 8 im Sinne von SEPKOSKI's Gleichgewichtsmodell, so lag im untersuchten Beispiel die Gleichgewichtsdiversität bei etwas mehr als 100 Gattungen und war am Ende der Trias, d.h. nach ca. 50 Millionen Jahren, nahezu erreicht. Dieser Zeitraum ist nur geringfügig länger als die unter ähnlichen Rahmenbedingungen ablaufende ordovizische Radiation, die zur Ausbildung des paläozoischen Diversitätsplateaus geführt hat (SEPKOSKI 1984). Problematischer ist ein Vergleich mit der post-triassischen Diversitätsentwicklung der Muscheln, die keine Anzeichen für eine Annäherung

an ein Diversitätsplateau erkennen lässt (MILLER & SEPKOSKI 1988). Die Gründe dieser scheinbar ungebremsen Diversifizierung dürften neben dem „pull of the Recent“ (RAUP 1979) vor allem in dem seit der Trias stetig zunehmenden Provinzialismus (z.B. VALENTINE et al. 1978) sowie in der Erschließung neuer adaptiver Zonen liegen. Hier ist insbesondere die Kolonisierung tief-infaunaler Stockwerke durch siphonate Heterodonta zu nennen, welche den größten Anteil an dem post-triassischen Diversitätszuwachs der Muscheln hatten (z.B. CRAME 2000: 138, zum post-triassischen Alter der Siphonenbildung bei den Heterodonta siehe FÜRSICH et al. 2005:

81). Im Sinne von Gleichgewichtsmodellen ließe sich die post-triassische Expansion der Muscheln somit durch eine signifikante Erhöhung der Kapazitätsgrenze als Folge der Entwicklung einer neuen Schlüsseladaption (Siphonenbildung) interpretieren, wobei der dämpfende Effekt der erhöhten Kapazitätsgrenze erst in der Zukunft eintreten wird. Führt man solche flexiblen, mit jeder neuen Schlüsseladaption ansteigenden Kapazitätsgrenzen in Gleichgewichtsmodelle ein (wie es SEPKOSKI explizit getan hat), verliert allerdings der im theoretischen Konzept bestehende Gegensatz zu Expansionsmodellen in der Praxis an Bedeutung.

Schlussfolgerungen

Das größte Massenaussterbe-Ereignis der Erdgeschichte lässt sich als ein globales ökologisches Experiment ansehen, bei dem die Diversitäten unterschiedlicher Organismengruppen unterschiedlich stark reduziert wurden. Muscheln gehörten dabei zu den geringer betroffenen Gruppen und dominierten nach dem endpermischen Massenaussterbe-Ereignis in allen benthischen Faunengemeinschaften. Durch die bis weit in die Untertrias andauernde Krise der Primärproduktion wurden innerhalb der Muscheln substratfressende Taxa sowie sessile Arten mit filibranchiaten Kiemen begünstigt. Letztere konnten sich außerdem auf Grund ihrer längeren planktischen Larvalphase bedeutend schneller ausbreiten als die mit ihnen konkurrierenden Brachiopoden. Der in dem kurzen erdgeschichtlichen Zeitraum der Untertrias geschaffene Vorsprung der Muscheln vor konkurrierenden Gruppen war ein Grundstein ihres post-paläozoischen Erfolges.

Die einmaligen Bedingungen eines globalen „ökologischen Vakuums“ (BOUCOT 1983) im Anschluss an das endpermische Massenaussterbe-Ereignis erlauben es, den

Einfluss von Nischenvakanz und Nischenfüllung auf Diversifizierungsraten herauszuarbeiten. Dabei zeigt sich, dass durch Aussterben frei gewordene Nischen zu einem großen Teil bereits in der folgenden Stufe durch neue Gattungen besetzt wurden, während niedrige Aussterberaten die Neubildungsraten der folgenden Stufe deutlich dämpften. Diese Beobachtungen stimmen gut mit theoretischen Vorhersagen von Gleichgewichtsmodellen überein, die einen dämpfenden Effekt biologischer Interaktionen auf die globale Biodiversifizierung postulieren. Noch deutlicher kommt dieser dämpfende Effekt in der Entwicklung der Gesamtdiversität zum Ausdruck, die sich nach exponentiellem Wachstum zu Beginn der Trias in der Obertrias einem Plateau annäherte, an dem sich Aussterbe- und Neubildungsrate die Waage hielten. In der bisher hauptsächlich theoretisch geführten Kontroverse zwischen Gleichgewichts- und Expansionsmodellen ist dies der erste mit taxonomisch verlässlichen Daten belegte Nachweis gleichgewichtsdominierter Prozesse in der Evolution einer Großgruppe mariner Invertebraten.

Danksagung

Die vorliegende Studie wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG-Projekt HA3400/2) sowie dem EU Marie Curie Programm gefördert. Birgit

Niebuhr (Würzburg) und Jens Koppka (Greifswald) übernahmen dankenswerterweise die Korrektur des Manuskripts.

Literatur

- BAMBACH, R.K., KNOLL, A. H. & WANG, S.C. 2004. Origination, extinction, and mass depletion of marine diversity. – *Paleobiology* **30**: 522-542.
- BENTON, M.J. 1996. On the nonprevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. – In: JABLONSKI, D., ERWIN, D.H. & LIPPS, J.H. (Hrsg.). *Evolutionary Paleobiology*: 185-210.
- BENTON, M.J. 2001. Biodiversity on land and in the sea. – *Geological Journal* **36**: 211-230.
- BOUCOT, A.J. 1983. Does evolution take place in an ecological vacuum? – *Journal of Paleontology* **57**: 1-30.
- CHEN, Z.-Q., KAIHO, K. & GEORGE, A. 2005a. Survival strategies of brachiopod faunas from the end-Permian mass extinction. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **224**: 232-269.
- CHEN, Z.-Q., KAIHO, K. & GEORGE, A. 2005b. Early Triassic recovery of the brachiopod faunas from the end-Permian mass extinction: A global review. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **224**: 270-290.
- CRAME, J.A. 2000. Intrinsic and extrinsic controls on the diversification of the Bivalvia. – In: CULVER, S.J. & RAWSON, P.F. (Hrsg.). *Biotic response to global change. The last 145 million years*: 135-148.
- ERWIN, D. 2000. Life's downs and ups. – *Nature* **404**: 129-130.
- FOOTE, M. & RAUP, D.M. 1996. Fossil preservation and the stratigraphic ranges of taxa. – *Paleobiology* **22**: 121-140.
- FÜRSICH, F.T., HAUTMANN, M., SENOWBARI-DARYAN, B. & SEYED-EMAMI, K. 2005. The Upper Triassic Nayband and Darkuh formations of east-central Iran: Stratigraphy, facies patterns and biota of extensional basins on an accreted terrane. – *Beringeria* **35**: 53-133.
- GOULD, S.J. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. – *Paleobiology* **11**: 2-12.
- GOULD, S.J. & CALLOWAY, C.B. 1980. Clams and brachiopods - ships that pass in the night. – *Paleobiology* **6**: 383-396.
- GOULD, S. J. & ELDREDGE, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. – *Paleobiology* **3**: 115-151.
- GRADSTEIN, F.M. & OGG, J.G. 2004. Geologic time scale 2004 – why, how, and where next. – *Lethaia* **37**: 175-181.
- HALLAM, A. 1991. Why was there a delayed radiation after the end-Palaeozoic extinctions? – *Historical Biology* **5**: 257-262.
- HALLAM, A. & WIGNALL, P.B. 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. – 320 S.; Oxford (Oxford University Press).
- HAUTMANN, M. 2004a. Effect of end-Triassic CO₂ maximum on carbonate sedimentation and marine mass extinction. – *Facies* **50**: 257-261.
- HAUTMANN, M. 2004b. Early Mesozoic evolution of alivincular bivalve ligaments and its implications for the timing of the „Mesozoic marine revolution“. – *Lethaia* **37**: 165-172.
- HAUTMANN, M. 2006. Shell mineralogical trends in epifaunal Mesozoic bivalves and their relationship to seawater chemistry and atmospheric carbon dioxide concentration. – *Facies* **52**: 417-433.
- HAUTMANN, M. 2007. Taxonomy and phylogeny of the Triassic bivalve families Mysidiellidae Cox, 1964 and Healeyidae new family. – *Journal of Paleontology*. [im Druck]
- HAUTMANN, M. & GOLEJ, M. 2004. *Terquemia (Dentiterquemia) eudesdeslongchampsii* new subgenus and species, an interesting cementing bivalve from the Lower Jurassic of the western Carpathians (Slovakia) – *Journal of Paleontology* **78**: 1086-1090.
- HAUTMANN, M. & NÜTZEL, A. 2005. First record of a heterodont bivalve (Mollusca) from the Early Triassic: Palaeoecological significance and implications for the 'Lazarus problem'. – *Palaeontology* **48**: 1131-1138.
- HOFFMAN, A. (1986): Neutral model of Phanerozoic diversification: implications for macroevolution. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **172**: 219-244.
- JABLONSKI, D. 2002. Survival without recovery after mass extinctions. – *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America (PNAS)* **99**: 8139-8144.
- KIRCHNER, J.W. & WEIL, A. 2000. Delayed biological recovery from extinctions throughout the fossil record. – *Nature* **404**: 177-180.
- LANE, A. & BENTON, M.J. 2003. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve. – *The American Naturalist* **162**: 265-276.
- MC ELWAIN, J.C., BEERLING, D.J. & WOODWARD, F.I. 1999. Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. – *Science* **285**: 1386-1390.
- MILLER, A.I. & SEPKOSKI, J.J. 1988. Modeling bivalve diversification: the effect of interaction on a makroevolutionary system. – *Paleobiology* **14**: 364-369.
- PÁLFI, J. 2003. Volcanism of the Central Atlantic Magmatic Province as a Potential Driving Force in the End-Triassic Extinction. – *Geophysical Monograph* **136**: 255-267.
- RACKI, G. & WIGNALL, P.B. 2005. Late Permian double-phased mass extinction and volcanism: an oceanographic perspective. – In: OVER, D.J., MORROW, J.R. & WIGNALL, P.B. (Hrsg.). *Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach*: 263-297.
- RAUP, D.M. 1979. Biases of the fossil record of species and genera. – *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* **13**: 85-91.
- RAVEN, J. 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. – 60 S.; The Royal Society Policy document 12/05 (London).
- RHODES, M.C. & THOMPSON, R.J. 1993. Comparative physiology of suspension-feeding in living brachiopods and bivalves: evolutionary implications. – *Paleobiology* **19**: 322-334.

- RHODES, M.C. & THAYER, C.W. 1991. Mass extinctions: ecological selectivity and primary production. – *Geology* **19**: 877-880.
- SEPKOSKI, J.J. 1978. A cinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders. – *Paleobiology* **4**: 223-251.
- SEPKOSKI, J.J. 1979. A cinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. – *Paleobiology* **5**: 222-251.
- SEPKOSKI, J.J. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. – *Paleobiology* **7**: 36-53.
- SEPKOSKI, J.J. 1984. A cinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction. – *Paleobiology* **10**: 246-267.
- SEPKOSKI, J.J. 1996. Competition in Macroevolution: The double wedge revisited. – In: JABLONSKI, D., ERWIN, D.H. & LIPPS, J.H. (Hrsg.). *Evolutionary Paleobiology*: 211-255.
- SEPKOSKI, J.J. 1997. Biodiversity: Past, present, and future. – *Journal of Paleontology* **71**: 533-539.
- SEPKOSKI, J.J. 2002. A Compendium of Fossil Marine Animal Genera. – *Bulletins of American Paleontology* **363**, 1-560.
- STANLEY, S. M. (1975) A theory of evolution above the species level. – *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America (PNAS)* **72**: 646-650.
- STANLEY, S.M. 1979. *Macroevolution: pattern and process*. – 332 S.; San Francisco (W.H. Freeman).
- STANLEY, S.M. & HARDIE, L.A. 1998. Secular oscillations in the carbonate mineralogy of reef-building and sediment-producing organisms driven by tectonically forced shifts in seawater chemistry. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **144**: 3-19.
- STEELE-PETROVIĆ, H.M. 1979. The physiological differences between articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of marine level-bottom communities. – *Palaeontology* **22**: 101-134.
- TWITCHETT, R.J. 2001. Incompleteness of the Permian-Triassic fossil record: a consequence of productivity decline? – *Geological Journal* **36**: 341-353.
- VALENTINE, J.W., FOIN, T.C. & PEART, D. 1978. A provincial model of Phanerozoic marine diversity. – *Paleobiology* **4**: 55-66.
- VERMEIJ, G.J. 1977. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. – *Paleobiology* **3**: 245-258.
- WIGNALL, P.B. & BENTON, M.J. 1999. Lazarus taxa and fossil abundance at times of biotic crisis. – *Journal of the Geological Society, London* **156**: 453-456.
- YAPP, C.J., & POTH, H. 1996. Carbon isotopes in continental weathering environments and variations in ancient atmospheric CO₂ pressure. – *Earth and Planetary Science Letters* **137**: 71-82.